

(Mededeling ontvangen op 20 maart 1981)

APPORT DU MICROSCOPE ÉLECTRONIQUE À BALAYAGE DANS LA DÉTERMINATION DU RÉGIME ALIMENTAIRE DES COPÉPODES PÉLAGIQUES

par

W. PROFANT et J. CL. MEURICE

Laboratoire de Biologie générale
Institut de Zoologie, Université de Liège
22, Quai Van Beneden, B-4020 Liège (Belgique)

RÉSUMÉ

Le problème de la détermination du régime alimentaire des Copépodes par l'étude morphologique est discuté en fonction des hypothèses émises par d'autres auteurs (ANRAKU et OMORI, 1963; ITOH, 1970; NIVAL et NIVAL, 1973, 1976). Ainsi les concepts d'« edge index » d'ITOH (1970) et de « spectre théorique d'efficacité » de NIVAL et NIVAL (1973, 1976) sont analysés en relation avec la technique d'observation utilisée. Leur utilité est discutée par rapport à des expériences d'élevage récentes. De nouvelles observations suggèrent une corrélation entre certaines structures buccales et la taille minimale des particules nutritives utilisables par les Copépodes. Ces mêmes structures devraient par ailleurs permettre de déterminer la gamme des tailles des particules acceptées par les Copépodes.

Contribution of the scanning electron microscope
in the determination of the dietary of pelagic copepods

SUMMARY

The determination of the dietary of Copepods by morphological analysis is discussed by taking into account other author's hypotheses (ANRAKU and OMORI, 1963; ITOH, 1970; NIVAL and NIVAL, 1973, 1976). So ITOH's (1970) « edge index » and NIVAL and NIVAL's (1973, 1976) « theoretical filtration spectrum » are analysed in relation with the kind of observation technic used. The usefulness of these concepts is compared to recent rearing experiments. New observations suggest a relation between some buccal structures and the minimal size of particles that Copepods are able to swallow without any preliminary treatment. Furthermore the same structures should be useful in determining the Copepod's preference in food size.

INTRODUCTION

Parmi les nombreux problèmes que posent les Copépodes pélagiques, la détermination de leur régime alimentaire reste une entreprise difficile. Rappelons l'importance des Copépodes dans la plupart des chaînes alimentaires marines et les difficultés, souvent de nature alimentaire, auxquelles on se heurte lorsqu'on essaye de réaliser des élevages.

Des régimes alimentaires très variés sont attribués aux Copépodes pélagiques et de nombreux auteurs se sont préoccupés de la détermination de ce régime. La recherche d'un lien entre certaines structures céphaliques et le mode alimentaire constitue une des méthodes toujours utilisées, quoique sujette à controverse.

Ainsi ANRAKU et OMORI (1963), puis ARASHKEVICH (1969) ont proposé une classification des Copépodes en herbivores, omnivores et carnivores sur base de la morphologie des pièces masticatrices.

ITOHI (1970) reprend cette idée et introduit le concept d'« edge index », qui tient compte du nombre et de la taille des dents mandibulaires et de l'espace interdenteaire. Ce concept est sensé refléter le régime alimentaire du Copépode.

A partir de 1973, NIVAL et NIVAL (1973, 1976, 1978) essayent de préciser le mode nutritionnel des Copépodes pélagiques en définissant un « spectre théorique d'efficacité de filtration » basé sur la mesure des intervalles intersétulaires des soies des maxillipèdes.

Notre propos est de discuter de ces deux méthodes, les plus utilisées par les morphologistes, sur base d'analyses réalisées à l'aide du microscope électronique à balayage, et d'expériences de nutrition récentes réalisées par d'autres auteurs.

A cette fin nous avons étudié trois espèces de Copépodes, relativement fréquentes dans les mers européennes : *Acartia clausi*, *Temora longicornis* et *Centropages hamatus*.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les échantillons, fixés dans de l'eau de mer formolée, sont déshydratés par la méthode du point critique. Après dissection et double ombrage, carbone et or palladium, les Copépodes sont observés au microscope électronique à balayage du type « Cambridge Mark 2A Stéréoscan ».

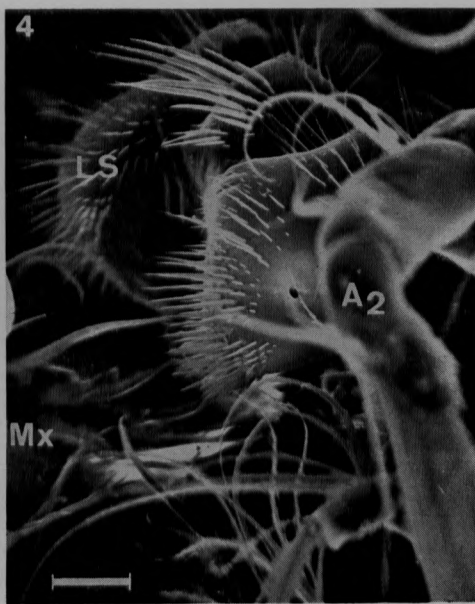
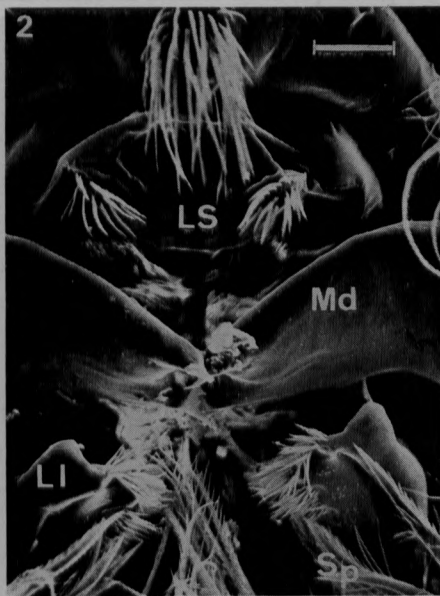
ANALYSE

L'organisation de la région labro-mandibulaire est assez similaire chez *Acartia clausi* et *Centropages hamatus* : le labre, plus ou moins uniformément poilu sur le bord postérieur, surplombe la jonction des lames mandibulaires (Pl. I, 1, 4). La région buccale est en plus obturée par les soies internes des maxilles, fines et plumeuses chez *Acartia clausi*, plus fortes et en partie nues chez *Centropages hamatus* (Pl. I, 4). L'ensemble de la région buccale est en outre recouvert par le filtre que constituent les longues soies des maxillipèdes, plumeuses et orientées vers l'avant (Pl. I, 1, 3).

PLANCHE I

1. — *Acartia clausi* : Vue ventrale de la tête. Al : première antenne, LS : lèvre supérieure, Md : mandibule, Mx : maxille, SMxp : soies des maxillipèdes (échelle : 26 μ m).
2. — *Temora longicornis* : Vue plongeante de l'entonnoir buccal. LI : lèvre inférieure, LS : lèvre supérieure, Md : mandibule, Sp : spinules internes de la maxille (échelle : 22 μ m).
3. — *Centropages hamatus* : Vue latéro-ventrale. Mxp : soies des premiers maxillipèdes (échelle : 63 μ m).
4. — *Centropages hamatus* : Vue latérale de la région buccale. A2 : seconde antenne, LS : lèvre supérieure, Mx : maxille (échelle : 25 μ m).

PLANCHE I



Chez *Temora longicornis*, l'entonnoir buccal est dégagé et les lames mandibulaires sont visibles sans dissection préalable (Pl. I, 2). Le labre est en effet court et ne porte que trois touffes de soies. Les soies plumeuses des maxillipèdes sont courtes et les soies internes des maxilles, orientées vers le conduit buccal, dépassent à peine le niveau de la lèvre inférieure.

— 1^{er} critère : la dentition de la mandibule

D'après les critères d'ANRAKU et OMORI (1963) et ARASHKEVICH (1969) fondés sur les caractères de la dentition des mandibules, *Temora longicornis* serait à classer parmi les herbivores, tandis qu'*Acartia clausi* et *Centropages hamatus* seraient de tendance omnivore. En effet, selon ces auteurs, des dents courtes et broyeuses seraient propres aux espèces herbivores (Pl. II, 5). Les dents des espèces carnivores seraient par contre longues et acérées alors que celles des omnivores auraient une structure intermédiaire (Pl. II, 6, 7). Le raisonnement sous-tendant cette classification est qu'un Copépode carnivore devrait disposer de dents longues et acérées lui permettant de dilacérer des proies volumineuses et qu'un herbivore aurait des dents courtes et broyeuses capables de briser des structures celluloses et autres.

ITOH (1970) a approfondi ce concept en proposant ce qu'il appelle l'« edge index » que NIVAL et NIVAL (1978) traduisent par « indice de tranchant ». Pour calculer cet indice, ITOH (*op. cit.*) propose la formule suivante :

$$I_e = \frac{w_i \cdot h_i}{W \cdot H} \cdot 10^4/N$$

avec I_e = « edge index »;

$\frac{w_i}{W}$ = rapport des intervalles qui séparent deux dents consécutives à la largeur totale de la lame masticatrice;

$\frac{h_i}{H}$ = rapport de la profondeur de ces intervalles à la plus grande profondeur de l'intervalle entre deux dents consécutives;

N = nombre de dents.

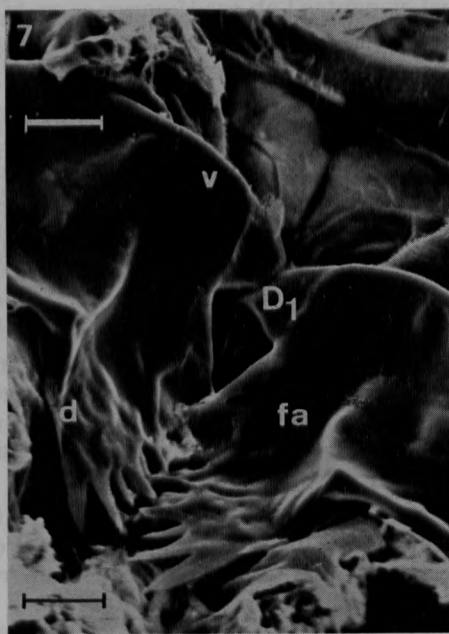
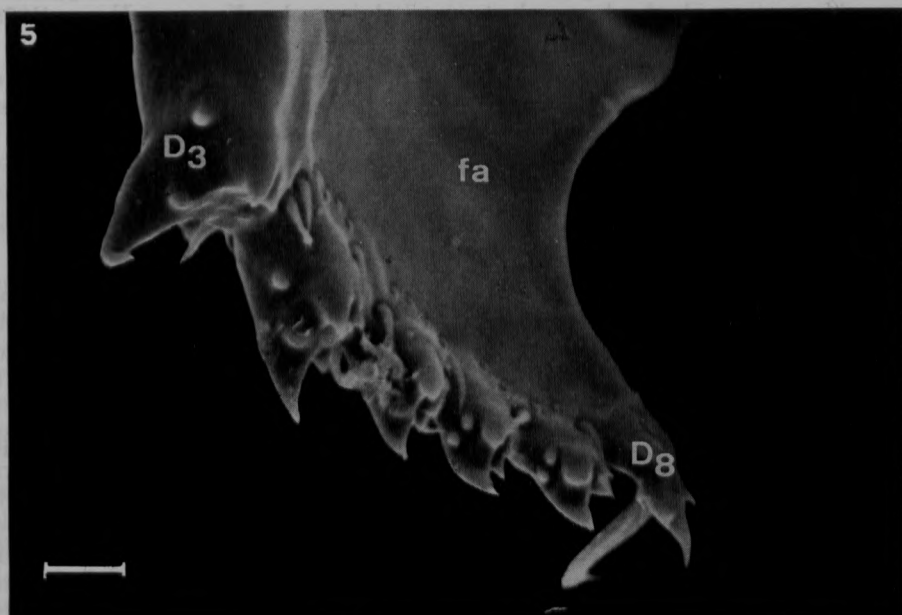
Selon la valeur de I_e , ITOH (*op. cit.*) répartit les Copépodes pélagiques en trois groupes :

+ herbivores	$I_e < 500$
+ omnivores	$500 < I_e < 900$
+ carnivores	$I_e > 900$.

PLANCHE II

5. — *Temora longicornis* : Partie dorsale de la lame masticatrice. D3, D8 : troisième, huitième dents, fa : face antérieure (échelle : 6,7 μ m).
6. — *Centropages hamatus* : Face antérieure des lames masticatrices. D1, D8 : première, huitième dents, fa : face antérieure (échelle : 7,6 μ m).
7. — *Acartia clausi* : Face antérieure des lames masticatrices. D1 : première dent, d : dorsal, fa : face antérieure, v : ventral (échelle : 10,8 μ m).

PLANCHE II



Cependant, l'établissement de cet indice est sujet à deux sortes d'erreurs : d'une part, la prise des mesures oblige à aplatir l'appendice entre lame et lamelle, d'autre part, en fonction du grossissement utilisé, le choix de la mise au point sur l'un ou l'autre cuspide de chaque dent peut induire, selon NIVAL et NIVAL (1978), une variation qui est de l'ordre de 34 à 37 % chez *Temora stylifera*.

Ces remarques s'appliquent également à l'analyse au M.E.B. Certes les lames mandibulaires ne sont pas aplaties par cette méthode, mais il subsiste le problème de la profondeur de champ de l'image qui amène une sous-estimation de h_i et w_i (Pl. II, 5, 6, 7) : nos « indices de tranchant » calculés au M.E.B. sont en général le tiers de ceux obtenus sur les mêmes espèces avec le microscope photonique.

Le concept d'« edge index », tel qu'il est proposé par ITOH (*op. cit.*), apparaît donc lié à la méthode d'observation et à l'appareillage utilisé.

SULLIVAN *et al.* (1975) soulignent une autre imprécision de l'« indice de tranchant » : après avoir analysé les pièces masticatrices de onze espèces de Copépodes au M.E.B., ces auteurs constatent que les dentitions de plusieurs espèces, qu'ITOH (*op. cit.*) classe parmi les omnivores, sont tellement différentes d'aspect qu'on ne peut plus considérer le groupe II d'ITOH comme un ensemble homogène.

Des expériences récentes semblent de plus indiquer que la plupart des Copépodes pélagiques professent un certain opportunisme dans le choix de leur nourriture : déjà ANRAKU et OMORI (1963) observèrent qu'*Acartia tonsa*, classé parmi les herbivores, se nourrit effectivement et sans préférence de particules animales ou végétales selon le genre d'aliments mis à sa disposition. Pour la même espèce HEINLE (1970) a constaté de plus une nette tendance au cannibalisme en relation avec une forte augmentation de la population et une raréfaction de la nourriture. CORNER *et al.* (1976) a démontré que *Calanus helgolandicus*, un Copépode considéré comme herbivore, est capable d'adopter un régime prédateur.

D'autres expériences (CONOVER, 1966; CORKETT, 1968; MULLIN et BROOKS, 1967; NASSOGNE, 1970; PFAFFENHÖFER, 1970) montrent que le régime alimentaire des Copépodes pélagiques est tributaire de facteurs externes : densité de population, quantité et qualité de la nourriture disponible, température, salinité, etc.

Ainsi les lames masticatrices, dans leur complexité insoupçonnée, s'avèrent être plutôt un outil polyvalent, assurant au Copépode l'exploitation d'un spectre nutritionnel très large. Leur structure permettrait au plus la détermination d'un certain préférendum du strict point de vue taille des particules alimentaires.

— 2^e critère : le pouvoir de filtration des maxillipèdes

NIVAL et NIVAL (1973) définissent un « spectre théorique d'efficacité de filtration » basé sur la mesure de l'espace intersétulaire des soies des maxillipèdes ; il est sensé déterminer la taille des particules que le Copépode peut capturer. Dans ce cas le M.E.B. fournit des mesures beaucoup plus précises des espaces intersétulaires que le microscope photonique.

NIVAL et NIVAL (*op. cit.*) considèrent en outre que la structure des soies des maxillipèdes reflète le régime alimentaire d'un Copépode : de longues soies à espace intersétulaire réduit répondraient à un régime herbivore, des soies nues et puissantes seraient propres aux carnivores.

Cependant cette tentative de classification souffre également de nombreuses exceptions. Chez *Acartia tonsa*, nous avons déterminé un spectre théorique d'efficacité de filtration de 9-15 μm , le classant parmi les herbivores alors que cette même

espèce peut adopter un régime cannibale (HEINLE, 1970). De nouveau le spectre de filtration ne serait qu'un critère de détermination du préférendum alimentaire d'un point de vue taille.

CONCLUSIONS

Au vu des résultats obtenus par des expériences d'élevage et de nutrition, nous devons plutôt postuler que la plupart des Copépodes pélagiques sont extrêmement opportunistes et pourvus d'un équipement morphologique leur permettant d'exploiter un large éventail de nourritures.

Il apparaît cependant que les Copépodes semblent opérer une sélection basée sur la taille des particules qu'ils ingèrent. Le fait serait à relier à certains caractères morphologiques que nous avons tenté de préciser au M.E.B.

Il existe ainsi une belle concordance entre la taille maximale des particules traitées sans dilacération préalable et le diamètre buccal : *Acartia clausi* par exemple serait capable d'ingérer des proies d'une taille allant jusqu'à 50 μm , ce qui est corroboré par certaines expériences d'élevage.

Le problème devient toutefois plus difficile quand il s'agit de préciser la taille minimale des particules utilisables. Rappelons que le schéma d'organisation de la plupart des Copépodes répond à celui qu'on peut observer chez *Acartia clausi* (Pl. I, 1) : les soies maxillipédiennes recouvrent l'entonnoir buccal et sont capables de prévenir la perte de petites particules. De plus, chez cette espèce, l'entonnoir buccal est obturé par le labre, au bord postérieur uniformément poilu et par les soies internes des maxilles. Le mode d'insertion des lames mandibulaires dans le guide labial suggère que le labre, en s'écartant et en se rapprochant de l'entonnoir buccal sous l'action des lames mandibulaires, pourrait assumer un rôle de pompe aspirante et foulante. Lors du refoulement des masses d'eau aspirées dans l'entonnoir buccal, les particules alimentaires sont retenues par les soies du labre, d'une efficacité de filtration de 0,6-2,2 μm et par les spinules internes des maxilles dont la distance intersétulaire est de 1,7-2,3 μm . Ces structures font ainsi office de post-filtre au niveau buccal (Pl. I, 1, 2, 4).

Ainsi, ce que nous convenons d'appeler « l'efficacité de post-filtration au niveau buccal » reflète la taille minimale des particules nutritives que le Copépode est théoriquement capable d'ingérer (soit 0,6-2,3 μm pour *Acartia clausi*, 2,5-4,0 μm pour *Centropages hamatus*, 4,0-8,0 μm pour *Temora longicornis*).

Chez certains Copépodes, tel que *Temora longicornis*, qui s'écartent légèrement de ce plan d'organisation, les soies des exopodites des deux premières pattes thoraciques dépassent l'appareil buccal et formeraient filtre (PROFANT, 1981).

D'après divers résultats d'élevage, et en attendant confirmation, il semble qu'on puisse exprimer le préférendum alimentaire d'un Copépode, d'un point de vue taille, par la relation :

$$\frac{\varnothing b + \text{Epf}}{3}$$

$\varnothing b$ = diamètre buccal

Epf = efficacité de post-filtration

soit 17 μm pour *Acartia clausi*.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- ANRAKU, M. and M. OMORI (1963) — Preliminary survey of the relationship between the feeding habit and the structure of the mouthparts of marine copepods. *Limnol. Oceanogr.*, **8**, 116-126.
- ARASHKEVICH, E. G. (1969) — The food and feeding of copepods in the north-western Pacific. *Okeanologiya*, **9**, 695-709.
- CONOVER, R. J. (1966) — Factors affecting the assimilation of organic matter by zooplankton and the question of superfluous feeding. *Limnol. Oceanogr.*, **11**, 346-354.
- CORKETT, C. J. (1968) — La reproduction en laboratoire des Copépodes marins *Acartia clausi* (GIESBRECHT) et *Idya furcata* (BAIRD). *Pelagos*, **10**, 77-90.
- CORNER, E. D. S., R. N. HEAD, C. C. KILVINGTON and L. PENNYCUICK (1976) — On the nutrition and metabolism of zooplankton. Quantitative aspects of *Calanus helgolandicus* feeding as a carnivore. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **56**, 345-358.
- HEINLE, D. R. (1970) — Population dynamics of exploited cultures of calanoid copepods. *Helg. wiss. Meeresunt.*, **20**, 360-372.
- ITO, K. (1970) — A consideration on feeding habits of planktonic copepods in relation to the structure of their oral parts. *Bull. Plankton Soc. Japan*, **17**, 1-10.
- MULLIN, M. M. and E. R. BROOKS (1967) — Laboratory culture, growth rate and feeding behaviour of a planktonic marine copepod. *Limnol. Oceanogr.*, **12**, 657-666.
- NASSOGNE, A. (1970) — Influence of food organisms on the development and culture of pelagic copepods. *Helg. wiss. Meeresunt.*, **20**, 333-345.
- NIVAL, P. et S. NIVAL (1973) — Efficacité de filtration de Copépodes planctoniques. *Ann. Inst. Oceanogr. Paris*, **49** (2), 135-144.
- NIVAL, P. et S. NIVAL (1976) — Particle retention efficiency of an herbivorous copepod, *Acartia clausi* (adult and copepodite stages) : effects on grazing. *Limn. Oceanogr.*, **21** (1), 24-38.
- NIVAL, S. et P. NIVAL (1978) — Étude préliminaire au microscope électronique à balayage du rôle des appendices céphaliques dans la nutrition chez deux Copépodes pélagiques, *Temora stylifera* Dana et *Candacia armata* Boeck. *Arch. Zool. exp. gén.*, **119**, 83-93.
- PEAFFENHÖFER, G. A. (1970) — Cultivation of *Calanus helgolandicus* under controlled conditions. *Helg. wiss. Meeresunt.*, **20**, 346-359.
- PROFANT, W. (1981) — Examen au microscope électronique à balayage du rôle nutritionnel des appendices céphaliques d'un Copépode pélagique : *Temora longicornis* O. F. Muller. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* (Congrès de Cagliari, Comité du plancton, 1980), **27**, 7, 163-164.
- SULLIVAN, B. K., C. B. MILLER, W. T. PETERSON and A. H. SOELDNER (1975) — A scanning electron microscope study of the mandibular morphology of boreal copepods. *Mar. Biol.*, **30** (2), 175-182.